

Rendimiento y extracción de nutrientes en estaqueros de álamo del Delta del Paraná fertilizados con nitrógeno o fósforo

Faustino, Laura I.¹; María Emilia Rodríguez²; Javier A. Álvarez³; Guillermo N. Doffo²; Silvia C. Cortizo³; Corina Graciano^{2, 4}

¹CONICET - EEA Delta del Paraná, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Río Paraná de Las Palmas y Canal L. Comas S/N - 4ta Sección de Islas, Campana, Buenos Aires. (2804) CC 14; ²INFIVE (CONICET - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata). Diagonal 113 N° 495, La Plata, Buenos Aires. (1900);

³EEA Delta del Paraná, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Río Paraná de Las Palmas y Canal L. Comas S/N - 4ta Sección de Islas, Campana, Buenos Aires. (2804) CC 14; ⁴corinagraciano@agro.unlp.edu.ar

Faustino, Laura I.; María Emilia Rodríguez; Javier A. Álvarez; Guillermo N. Doffo; Silvia C. Cortizo; Corina Graciano (2016) Rendimiento y extracción de nutrientes en estaqueros de álamo del Delta del Paraná fertilizados con nitrógeno o fósforo. Rev. Fac. Agron. Vol 115 (2): 179-190.

Los estaqueros de Salicáceas producen material de propagación para plantaciones clonales. Con la cosecha anual de guías se exportan nutrientes del sistema y, en ciclos sucesivos de producción, pueden reducirse la fertilidad del suelo y la productividad de las cepas. La fertilización posibilita compensar la extracción de nutrientes y aumentar los rendimientos. Sin embargo, si la fertilización no produce mayor crecimiento y sólo aumenta la acumulación de nutrientes en los tallos, la extracción de nutrientes con la cosecha aumentará innecesariamente. En este trabajo se evaluó cómo es afectado el rendimiento y la extracción de nutrientes en estaqueros comerciales de *Populus deltoides* (clones 'Australiano 129/60' y '150-82') fertilizados con N o P. El ensayo incluyó tres tratamientos: fertilización con N, con P y control sin fertilizar. La fertilización con P no aumentó el rendimiento en ningún clon. Sin embargo, hubo diferencias entre los clones en respuesta a la fertilización con N. La concentración de N foliar, el contenido de N en hojas y tallos, el rendimiento y la extracción de N en la cosecha aumentaron en el clon "150-82" en comparación con plantas no fertilizadas. La fertilización con N no aumentó el rendimiento del clon 'Australiano 129/60' ni la extracción de nutrientes. La densidad básica de la madera fue inferior en plantas fertilizadas con N en ambos clones, con respecto a plantas no fertilizadas. Concluimos que no es necesario fertilizar los estaqueros del clon 'Australiano 129/60', mientras que los del clon "150-82" podrían ser fertilizados con N para aumentar su rendimiento.

Palabras clave: *Populus deltoides*, fertilización, propagación clonal, mineralomasa, crecimiento

Faustino, Laura I.; María Emilia Rodríguez; Javier A. Álvarez; Guillermo N. Doffo; Silvia C. Cortizo; Corina Graciano (2016) Yield and nutrient extraction from poplar nurseries fertilized with nitrogen or phosphorus. Rev. Fac. Agron. Vol 115 (2): 179-190.

Salicaceae stool beds produce propagating material for clonal plantations. With the annual shoot harvest, nutrients are exported from the system and in consequence, in successive production cycles, soil fertility can be reduced and thus decrease productivity of plants. Fertilization enables to compensate for nutrient extraction and increase yields. However, if fertilization does not increase growth but only increases nutrient accumulation in the stems, nutrient extraction with the harvest would increase unnecessarily. In this study was evaluated how yield and nutrient extraction are affected in commercial stool beds of *Populus deltoides* clones - 'Australiano 129/60' and "150-82"- when fertilized with N or P. The assay included three treatments: fertilization with N (50 g of urea per plant), fertilization with P (100 g of triple superphosphate per plant) and unfertilized control plants. P fertilization did not increase yield of neither of the clones. However, there were differences among clones in the response to N fertilization. Foliar concentration of N, leaf and stem N content, yield and extraction of N at harvest, increased in clone "150-82" compared with unfertilized plants. In clone 'Australiano 129/60' fertilization with N did not increase yield or nutrient extraction with the harvest. The basic wood density was lower in plants fertilized with N in both clones, compared to unfertilized plants. We conclude that it is not necessary to fertilize stool beds of 'Australiano 129/60', and that "150-82" stool beds could be fertilized with N to increase its yield.

Key words: *Populus deltoides*, fertilization, clonal propagation, mineral mass, growth.

Recibido: 16/03/2016

Aceptado: 09/08/2016

Disponible on line: 15/12/2016

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

INTRODUCCIÓN

El Delta del Río Paraná es una región con condiciones muy favorables para la producción de maderas blandas con fines industriales (Bonetto & Hurtado, 1998). Las forestaciones se realizan principalmente con especies de la familia de las Salicáceas, que ocupan aproximadamente 80.000 ha y conforman la mayor superficie de plantaciones de esta familia en Argentina, y el tercer cultivo forestal en superficie del país (Borodowski et al., 2014). Las especies utilizadas pertenecen a los géneros *Populus* (álamos) y *Salix* (sauces y mimbrés). Especies e híbridos interespecíficos de estos géneros son cultivados a nivel mundial por su rápido crecimiento, su aptitud para propagarse vegetativamente y su capacidad de rebrote (Borodowski, 2009). Actualmente en la región, los álamos son elegidos para la producción de madera destinada a aserrado y debolinado, y dada su susceptibilidad al anegamiento, no es posible establecer plantaciones en predios con inundaciones periódicas, como sucede naturalmente en los terrenos del Delta. Es por esto que la mayoría de la superficie ocupada con álamos en el Delta se encuentra en albardones naturales o en terrenos sistematizados y protegidos por diques, con el objetivo de facilitar la evacuación de excesos hídricos y evitar el ingreso de agua con las crecidas de ríos y arroyos. Uno de los álamos más cultivados en la región por su alto rendimiento en distintos ambientes, es el clon comercial *Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall 'Australiano 129/60', mientras que se están evaluando otros álamos experimentales, tales como el clon *P. deltoides* "150-82", que han alcanzado un rendimiento similar al anterior en ensayos de mejoramiento genético y que constituyen materiales promisorios para ser inscriptos como comerciales en un futuro cercano (Cortizo, 2005; Cortizo et al., 2009).

La producción de Salicáceas en el Delta del Paraná se conduce mediante silvicultura clonal. El material para instalar las plantaciones se obtiene durante el invierno a partir de ramas (guías) generadas por cepas instaladas para ese fin. Las cepas productoras se plantan a alta densidad en sistemas denominados estaqueros. El manejo de los estaqueros consiste en la cosecha anual de las guías, mientras que la cepa permanece en producción durante varios años.

En algunos establecimientos productores de estacas se ha observado disminución en el rendimiento de los estaqueros, posiblemente debido a la pérdida de fertilidad del suelo. La disminución de nutrientes en el suelo en sistemas con manejo tan intensivos es esperable. Por un lado, las sistematizaciones del terreno determinan un cambio en la dinámica hidrológica en estos sitios al interrumpirse el ingreso natural del río y por ende el aporte de nutrientes, especialmente fósforo y nitrógeno, por esta vía (Depetris & Pasquini, 2007; Rennenberg et al., 2010). Por otra parte, los sistemas de cosecha de madera con rotaciones cortas implican una elevada extracción de nutrientes porque la riqueza nutritiva de los árboles jóvenes es mayor que la de árboles en etapas más avanzadas del turno (Rytter, 2002). Más aún, hay una particularidad de los estaqueros del Delta que podría acentuar aún más los problemas nutricionales, y es que

la mayoría el suelo se cubre con coberturas plásticas. La presencia del polietileno representa una barrera física que dificulta o interrumpe el ciclo normal de la hojarasca y ramas finas. Por lo tanto, es factible que en los sucesivos ciclos de cosecha ocurran caídas en el rendimiento producto de la pérdida de fertilidad química. Frente a esta situación de manejo, la fertilización es una técnica silvicultural útil para incorporar los nutrientes extraídos y mantener o aumentar la productividad de los estaqueros (Fisher & Binkley, 2000).

El nitrógeno (N) y el fósforo (P) son los nutrientes que más limitan la productividad de las forestaciones, y que son extraídos del suelo en gran magnitud por las plantas (Allen, 1987). La aplicación de fertilizantes puede contrarrestar la extracción de nutrientes, de manera que el suelo recupere fertilidad, a la vez que puede aumentar la productividad de los estaqueros. En Argentina son escasos los conocimientos sobre la respuesta a la fertilización de las plantaciones de álamo. Los pocos antecedentes disponibles en la actualidad han evaluado la fertilización en plantaciones de densidad inferior a los estaqueros, y demuestran que el álamo responde a la fertilización con N y P en el inicio de la plantación (Achinelli et al., 2003a; Achinelli et al., 2003b; Achinelli et al., 2003c). La fertilización en estaqueros de álamo no ha sido evaluada y tampoco es una práctica habitual en la cuenca forestal del Delta del Paraná, pero es previsible que estimule el crecimiento de las cepas, ya que la extracción de nutrientes en los estaqueros es superior a la de las plantaciones menos densas.

El mayor crecimiento en respuesta a la fertilización en los álamos se produce por cambios fisiológicos que inicialmente ocurren a nivel foliar. Inmediatamente después de la aplicación del fertilizante, los nutrientes se asignan a las hojas y hay un aumento de la tasa fotosintética (Cooke et al., 2005; Liu & Dickmann, 1996). Esto produce un incremento de la cantidad de fotoasimilados disponibles, aumenta el área foliar y, por lo tanto, la cantidad de luz interceptada. La mayor área foliar de los árboles fertilizados provoca el mayor crecimiento de las plantas con respecto a las no fertilizadas (Cooke et al., 2005), y desencadena cambios en la distribución de la materia seca porque se incrementa la asignación de carbono desde los compartimentos subterráneos a los aéreos (McConnaughay & Coleman, 1999; Poorter & Nagel, 2000; Sands & Mulligan, 1990). Además de las modificaciones en el crecimiento, la fertilización también puede generar cambios en la concentración de nutrientes en los tejidos vegetales. Por ejemplo, puede incrementar la concentración de los nutrientes aplicados y disminuir la de los nutrientes no aplicados. Como consecuencia, se puede modificar la cantidad de nutrientes exportada del sistema con la cosecha. Los cambios en la velocidad de crecimiento y en las reservas de nutrientes y fotoasimilados pueden afectar la densidad básica de la madera, propiedad que se relaciona con su calidad tecnológica para muchos usos (Saranpää, 2003) y que engloba cambios en la anatomía que pueden producirse en respuesta a la fertilización (Pitre et al., 2007).

Sin embargo, si las demandas nutricionales de la planta son satisfechas con los nutrientes disponibles en el

suelo, la fertilización no producirá un aumento en el crecimiento. Probablemente se producirá un aumento de la concentración del nutriente aplicado con la fertilización en hojas y tallos (Cooke et al., 2005). En ese caso, la fertilización aumentará la extracción de nutrientes del sistema con la cosecha, sin aumentar la productividad del sitio. Este efecto de la fertilización debe ser evitado, porque altera desfavorablemente la fertilidad química del suelo e implica un gasto injustificado en fertilizantes y mano de obra.

Las respuestas a la fertilización mencionadas puede diferir entre clones de álamo, dependiendo por ejemplo de las características morfo-fisiológicas, los requerimientos nutricionales y/o la eficiencia en el uso de los nutrientes de cada genotipo (Fisher & Binkley, 2000; Stanturf et al., 2001).

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la fertilización con N o con P en el crecimiento, rendimiento y la exportación de N y P en estaqueros de dos clones de *Populus deltoides*: 'Australiano 129/60' y '150-82'.

METODOLOGÍA

Diseño del experimento

En octubre de 2013 se inició un ensayo en estaqueros comerciales instalados en el año 2011 en la Estación Experimental Delta del Paraná del INTA, ubicada sobre el Río Paraná de las Palmas y el Canal Laurentino Comas, partido de Campana (34° 10' 34,8" S 58° 51' 21,6" O). Las cepas se encontraban plantadas con un distanciamiento de 0,5 x 0,80 m y el suelo de los estaqueros estaba cubierto con polietileno negro. El sitio corresponde a un lote que fue anteriormente utilizado para la producción de estacas por al menos 15 años y se presume que este uso intensivo pudo haber ocasionado pérdida de fertilidad del suelo.

Se utilizaron dos clones de *Populus deltoides*, 'Australiano 129/60' y el material experimental '150-82'. Dentro del estaquero de cada clon se dispusieron 12 parcelas en un diseño completamente aleatorizado de tres tratamientos (fertilización con N, fertilización con P y control sin fertilizar) con cuatro repeticiones. Para el tratamiento con N se aplicó una dosis de 50 g de urea (46:0:0) por cepa (57,5 g de N por m²). Para el tratamiento con P se aplicó una dosis de 100 g de superfosfato triple de calcio (SFT, 0:46:0) por cepa (50

g de P por m²), tomando como referencia los resultados de Achinelli et al. (2003b). Para el tratamiento control, las cepas no fueron fertilizadas. La aplicación de los fertilizantes se hizo manualmente, en un orificio de 10 cm de profundidad realizado con barreta a 20 cm de la cepa (en los espacios entre plantas, dentro de la fila). Los orificios fueron tapados con el suelo extraído. Cada paño recibió los cuidados habituales para un estaquero comercial: en enero se realizó una poda de conducción eliminando las guías más pequeñas de cada cepa y sólo se dejaron aquellas con potencial para ser comerciales; no se realizó riego durante todo el verano debido a que las precipitaciones fueron abundantes. Para el clon "150-82" se utilizaron dos paños. Cada parcela fue de 12 cepas de largo por 5 cepas de ancho, 60 en total. Las mediciones se realizaron en las 3 filas centrales de la parcela. Entre parcelas se dejaron 4 filas de cepas sin fertilizar. Para el clon 'Australiano 129/60' se utilizaron tres paños. Las parcelas fueron de 17 cepas de largo por 5 cepas de ancho, 85 cepas en total. Las mediciones se realizaron en las 3 filas centrales de la parcela. Se dejaron 8 filas de cepas sin fertilizar a cada lado de las parcelas. El mayor tamaño de las parcelas en el estaquero de 'Australiano 129/60' se debió a que los paños de este clon tenían más cantidad de cepas muertas.

Características de los suelos

Las características físico-químicas de la parte superior del perfil del suelo (0-20 cm) de los estaqueros se presentan en la Tabla 1. La textura es franco limo-arcillosa, con contenido de N total y P extractable por debajo del encontrado en suelos con forestaciones de la zona, que rondan el 0,5 % de N y 18 ppm de P (Ceballos, 2011; Ceballos et al., 2006). En cada bloque se tomó una muestra compuesta para realizar los análisis. Cada muestra se obtuvo a partir de 4 submuestras de igual tamaño, tomadas sobre dos diagonales en la parcela control de cada bloque. Las submuestras se extrajeron con barreno, introduciendo el mismo hasta los 20 cm de profundidad. La materia orgánica (MO) se calculó a partir de la determinación de carbono orgánico por combustión seca, mediante un analizador automático de Carbono (LECO CR12). El P extractable (Pe) se determinó por el método de Bray-Kurtz, el N total (Nt) por el método semi-micro Kjeldahl y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método Polemio-Rhoades. La textura se determinó por el método de la pipeta de Robinson.

Tabla 1. Características físico-químicas de la parte superior del perfil del suelo de los estaqueros: contenido de materia orgánica (MO), nitrógeno total (Nt), pH, fósforo extractable (Pe), capacidad de intercambio catiónico (CIC), y textura (porcentaje de arena, limo y arcilla).

MO	Nt	pH	Pe	CIC	textura		
(%)	(%)		(ppm)	(cmol kg ⁻¹)	Arena(%)	Limo(%)	Arcilla(%)
7,24	0,32	5,77	6,42	12,15	8,99	55,75	35,27

Evaluación de la respuesta a la fertilización, determinación de nutrientes, estimación del rendimiento y de la densidad básica de la madera

Para monitorear la respuesta inicial de las plantas a la fertilización, en enero de 2014 se realizó un muestreo foliar para la determinación del área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) y el contenido de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$). Se muestrearon la cuarta y quinta hoja completamente expandidas, contadas desde el ápice, de la guía mayor de las 8 cepas centrales de cada parcela. El AFE se determinó a partir de la medición del área (análisis de la imagen escaneada de la hoja con el software UTHSCSA - Image Tool, Dove, 2002) y el peso seco de cada hoja muestreada (precisión 0,001 g).

La determinación del contenido de clorofila se realizó por espectrofotometría, luego de la extracción con N,N-Dimetilformamida, según Inskeep y Bloom (1985). Se tomaron tres muestras compuestas para cada parcela. Cada muestra estuvo conformada por discos foliares de tres individuos.

En marzo de 2014, a finales del verano, se midió el diámetro basal (cm) de las guías y la altura (m) de las plantas centrales de cada parcela y se realizó un muestreo destructivo de 3 guías por parcela. En estas guías, con dimensiones acordes para ser consideradas como comerciales, se midió el diámetro basal, la altura y el peso fresco (g). Se calculó el peso seco a partir de la determinación del contenido de humedad de una muestra basal de 20 cm de largo de cada guía y una muestra representativa de hojas, que se secaron hasta peso constante (60 ± 5 °C). Estos datos se utilizaron para ajustar regresiones por clon y tratamiento para estimar la materia seca de hojas y tallo de las plantas no muestreadas a partir del producto entre el diámetro basal y la altura. Las curvas utilizadas tuvieron un R^2 entre 0,928 y 0,649, con $p < 0,05$.

De cada parcela se tomaron muestras compuestas de tallos y de hojas para determinar la concentración de N y P, por el método semi-micro Kjeldahl, y digestión ácida con posterior lectura por espectrometría de emisión por plasma inducido, respectivamente. El contenido de N y P se calculó como el producto de la concentración de cada nutriente y el peso seco, en hojas y tallos.

En agosto de 2014, finalizada la etapa de crecimiento, se midió el diámetro de todas las guías comerciales, la altura de la guía más alta de cada cepa y el número de guías comerciales por cepa. Además se realizó un muestreo destructivo de 7 guías comerciales por parcela. En las guías muestreadas se midió el diámetro, la altura, el peso fresco y se calculó el peso seco como se indicó anteriormente. Se determinó el contenido de N y P en tallo, según la metodología detallada más arriba.

Se calculó un estimador de la eficiencia de uso de los nutrientes como el cociente entre el peso seco de las guías y los nutrientes retenidos en ese peso seco. Este cociente indica cuánta materia seca se produjo con cada mg de nutriente retenido.

Para calcular el rendimiento en m lineales de guía por m^2 de estaquero, se ajustó una regresión por clon y tratamiento para estimar el largo de las guías a partir

del diámetro. Las curvas obtenidas tuvieron un R^2 entre 0,722 y 0,857, con $p < 0,05$. Para calcular el rendimiento en materia seca por m^2 de estaquero, se ajustó una regresión por clon y tratamiento para estimar el peso seco de las guías en función del producto entre el diámetro basal y el largo. Las curvas utilizadas tuvieron un R^2 entre 0,929 y 0,981, con $p < 0,05$.

Para calcular la extracción de N y P con la cosecha del estaquero, se utilizó la estimación de rendimiento en materia seca y las concentraciones de N y P en guías del muestreo invernal.

La densidad básica de la madera se determinó a partir del cociente entre el peso anhidro (secado en estufa a 100 ± 5 °C) y el volumen saturado en 2 probetas extraídas de cada una de las guías del muestreo invernal. Las probetas se extrajeron de un taco de 5 cm longitud, ubicado entre los 20 y 25 cm basales de cada guía. Cada taco fue partido en dos y se le extrajo la corteza y la médula.

Análisis de datos

La concentración de N y P en hojas y tallo, el contenido de N y P en compartimentos aéreos en verano e invierno, el rendimiento, el AFE, la concentración de clorofila total y la densidad básica de la madera se analizaron mediante el análisis de la varianza, considerando al clon y a la fertilización como fuentes de variación (ANAVA factorial) ($p < 0,05$). La comparación de la concentración y el contenido de N y P entre los compartimentos aéreos de verano e invierno se realizó mediante el mismo tipo de análisis, considerando al clon, la fertilización y al momento de muestreo como fuentes de variación. Las medias se compararon con el test de Duncan ($\alpha = 0,05$) con el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2015).

RESULTADOS

Respuesta inicial a la fertilización

En enero, 3 meses después de iniciado el ensayo, la fertilización con N aumentó el AFE de las hojas con respecto al tratamiento control en ambos clones. La aplicación de P incrementó esta variable sólo en el clon 'Australiano 129/60' (Figura 1A).

La concentración de clorofila total en ambos clones se incrementó con la aplicación de N y de P, con respecto al tratamiento control (Figura 1B). El incremento fue más marcado en las plantas fertilizadas con N que con P.

En marzo, 5 meses después de la fertilización, la concentración de N y P ([N] y [P]) foliar fue similar en las plantas control de los dos clones. La fertilización con N incrementó la [N] foliar sólo en el clon "150-82", y no afectó la [P] foliar en ninguno de los dos clones. La fertilización con P no afectó la [N] y la [P] foliar en ninguno de los dos clones (Tabla 2). La relación N:P foliar aumentó significativamente con la fertilización con N en los dos clones, ya que se observó un efecto significativo del tratamiento sin interacción clon x tratamiento (Tabla 2). Sin embargo, la fertilización con P no modificó dicho cociente con respecto a las plantas no fertilizadas.

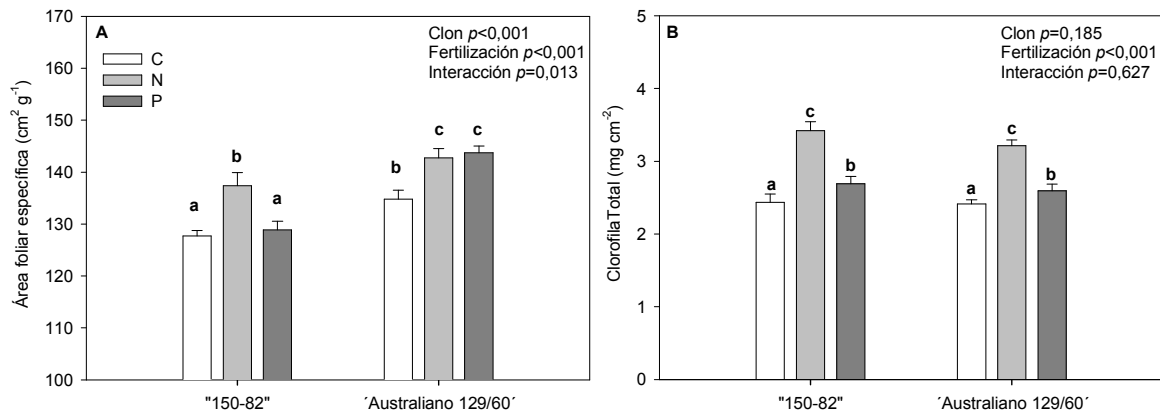


Figura 1. A) Área foliar específica y B) Concentración de clorofila total en hojas totalmente expandidas muestreadas en enero de 2014, en los clones de álamo "150-82" y 'Australiano 129/60', sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Las letras distintas indican diferencias significativas entre medias ($p < 0,05$), dentro de cada figura.

Tabla 2. Concentración de N ([N]) y P ([P]), y relación N:P en hojas en verano para los clones de álamo "150-82" y 'Australiano 129/60', sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las diferentes letras indican diferencias significativas entre medias ($p < 0,05$). La ausencia de letras significa que no hay diferencias significativas entre tratamientos.

Clon	Tratamiento	[N] (%)	[P] (ppm)	N:P
"150-82"	C	1,85±0,53 a	1392±164	13 a
	N	3,20±0,41 c	1524±246	21 b
	P	1,86±0,23 a	1429±329	13 a
'Australiano 129/60'	C	2,41±0,28 ab	1487±237	16 a
	N	2,56±0,57 b	1484±233	18 b
	P	2,21±0,26 ab	1347±214	16 a
p Clon		0,586	0,926	0,590
p Tratamiento		0,001	0,640	0,021
p Clon x Tratamiento		0,018	0,749	0,088

En el muestreo de verano, las guías del clon "150-82" fertilizadas con N tenían más peso seco y mayor peso seco de hojas que en las plantas fertilizadas con P y las no fertilizadas. Un estimador de la eficiencia de uso de los nutrientes es observar el cociente entre el peso seco de las guías y los nutrientes retenidos en ese peso seco. Este cociente indica cuánta materia seca se produjo con cada mg de nutriente retenido. Para el clon "150-82", en el tratamiento con N, se redujo la cantidad de materia seca fijada por cada unidad de N contenido en la planta (g MS/ mg N), con respecto a las plantas C y P. Por el contrario, la cantidad de materia seca por unidad de P (g MS/ mg P) aumentó en las plantas tratadas con N con respecto a las plantas C y fertilizadas con P (Tabla 3). En el clon 'Australiano 129/60', los g MS/ mg N aumentaron en las plantas fertilizadas con P con respecto a las plantas C y N, y los

g MS/ mg P no se modificaron en ningún tratamiento (Tabla 3).

Concentración de N y P en guías en verano y al momento de la cosecha en invierno

A diferencia del verano, en que la [N] y [P] en guías fue similar en ambos clones para todos los tratamientos, en invierno la [P] fue significativamente menor en las guías fertilizadas con N de ambos clones en relación a las parcelas control y fertilizadas con P (Tabla 4). La [N] en las guías aumentó significativamente en invierno en relación al verano (efecto significativo de la fecha de muestreo $p < 0,001$). La [P] también aumentó significativamente, pero se observó interacción fecha de muestreo x fertilización ($p = 0,048$), porque las guías de invierno fertilizadas con N tuvieron una [P] menor que las guías de invierno fertilizadas con P y sin fertilizar.

Rendimiento y retención de N y P en la biomasa aérea de los estaqueros

En el clon "150-82", la fertilización con N no afectó el contenido de P, pero incrementó significativamente el contenido de N en los compartimentos aéreos, tanto en verano como en invierno, con respecto al tratamiento control. En el clon 'Australiano 129/60', la fertilización con N no modificó la acumulación de N y P ni en verano ni en invierno, en relación a las parcelas control. La fertilización con P no modificó los contenidos de N y P en ninguno de los clones, ni en verano ni en invierno (Figuras 2A, B, C y D).

Comparando las parcelas sin fertilizar, sólo se observaron diferencias significativas entre los clones en invierno, donde el clon 'Australiano 129/60' tuvo mayor contenido de N que el "150-82" (Figura 2B). La acumulación de P en las parcelas del clon 'Australiano 129/60' superó a la del clon "150-82" (efecto significativo del clon) (Figura 2D).

Al analizar las diferencias en el contenido de N y P entre verano e invierno, se observó que el contenido de N en los compartimentos aéreos fue significativamente menor en invierno que en verano (Figura 2A vs. 2B), y además dependió del clon y del tratamiento (interacción

momento de muestreo x clon x tratamiento $p=0,042$). Las plantas del clon "150-82" fertilizadas con N tuvieron significativamente más N que el control y las fertilizadas con P en ambos momentos. Las cepas del clon 'Australiano 129/60' no tuvieron diferencia en el contenido de N entre tratamientos. El contenido de P en los compartimentos aéreos fue significativamente menor en el clon "150-82" ($p=0,046$) que en el 'Australiano 129/60' y no varió con la fertilización ni el momento de muestreo (Figura 2 C y D).

La fertilización con N incrementó significativamente la productividad del estaquero del clon "150-82", medida en g de guías por m² y en m lineales de guía por m² (Fig. 3). No se observaron cambios en el rendimiento de este clon en respuesta al P en relación a las cepas sin fertilizar (Fig. 3). El clon 'Australiano 129/60' no respondió significativamente en rendimiento frente a la fertilización con N o P. Comparando las parcelas sin fertilizar, el clon 'Australiano 129/60' tuvo mayor productividad que el "150-82". Las parcelas de "150-82" fertilizadas con N fueron igualmente productivas que las fertilizadas y no fertilizadas de 'Australiano 129/60' (Figura 3).

Tabla 3. Materia seca en guías y hojas (g) y cociente entre la materia seca y el contenido de N y P en guías y hojas en verano, para los clones de álamo "150-82" y 'Australiano 129/60', sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre medias ($p<0,05$).

Clon	Tratamiento	PS guías (g)	PS hojas (g)	g PS/ mgN	g PS/ mg P
"150-82"	C	386 a	148 a	0,17 c	1,93 a
	N	535 bc	185 b	0,11 a	2,15 b
	P	445 ab	164 a	0,16 b	1,89 a
'Australiano 129/60'	C	538 bc	150 a	0,16 b	2,25 b
	N	580 c	145 a	0,16 b	2,23 b
	P	597 c	153 a	0,18 c	2,24 b
<i>p</i> Clon		0,001	0,009	0,001	0,001
<i>p</i> Tratamiento		0,014	0,101	0,001	0,017
<i>p</i> Clon x Tratamiento		0,1644	0,013	0,001	0,008

Tabla 4. Concentración de N ([N]) y P ([P]) en guías muestreadas en verano e invierno para los clones de álamo "150-82" y 'Australiano 129/60', sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las diferentes letras indican diferencias significativas entre medias ($p<0,05$). La ausencia de letras significa que no hay diferencias significativas entre tratamientos.

Clon	Tratamiento	[N] verano (%)	[N] invierno (%)	[P] verano (ppm)	[P] invierno (ppm)
"150-82"	C	0,13±0,02	0,21±0,06	194±83	651±78 b
	N	0,15±0,05	0,35±0,03	113±14	442±75 a
	P	0,15±0,03	0,25±0,04	221±35	649±45 b
'Australiano 129/60'	C	0,12±0,02	0,32±0,09	179±14	596±93 b
	N	0,14±0,03	0,31±0,08	201±05	452±36 a
	P	0,14±0,01	0,28±0,10	221±92	634±131 b
<i>p</i> Clon		0,749	0,291	0,526	0,560
<i>p</i> Tratamiento		0,339	0,146	0,409	<0,001
<i>p</i> Clon x Tratamiento		0,984	0,132	0,499	0,736

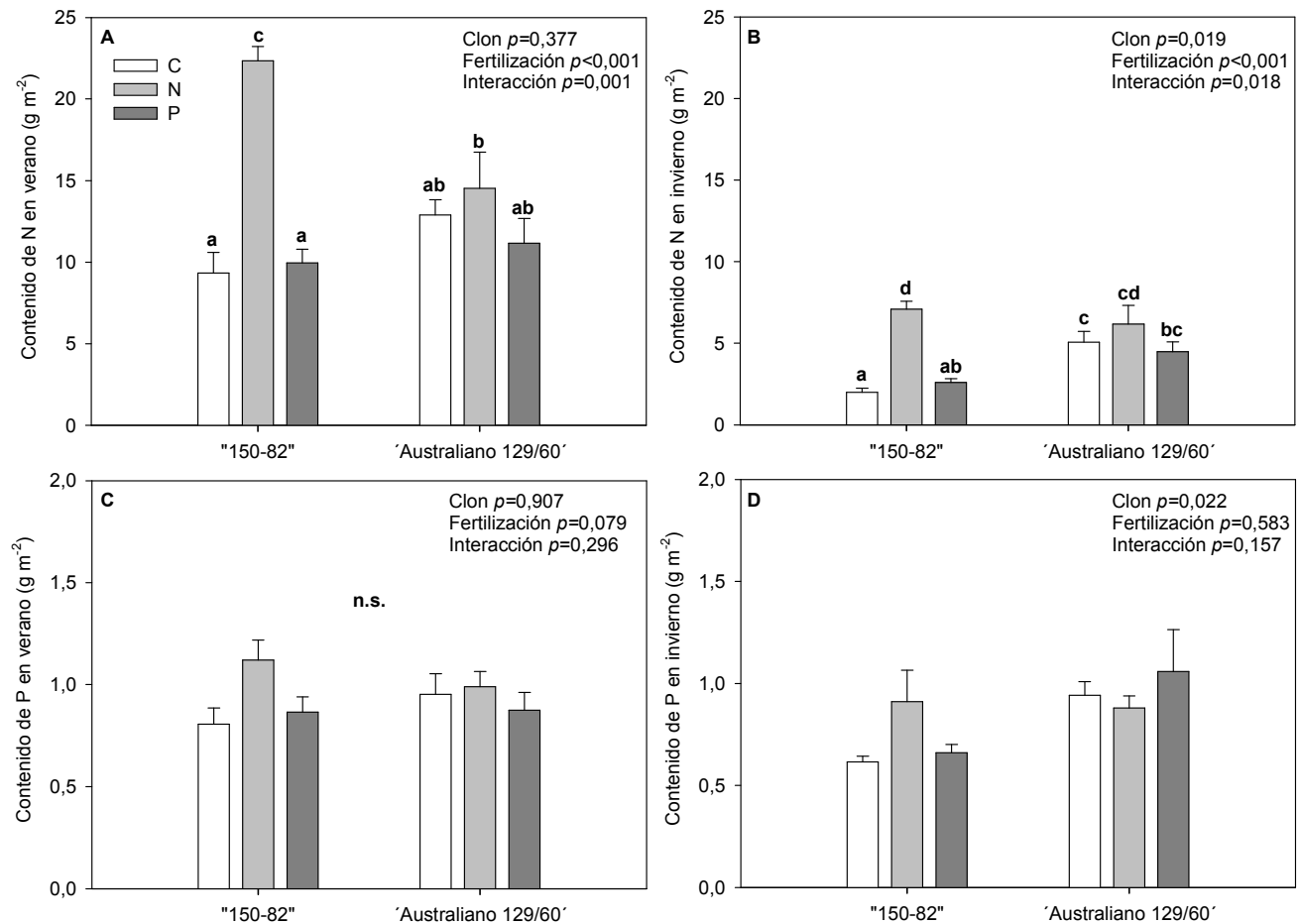


Figura 2. Acumulación de N en guías y hojas durante el verano (g m^{-2}) (A) y en guías durante el invierno (g m^{-2}) (B), y acumulación de P en guías y hojas durante el verano (g m^{-2}) (C) y en guías en invierno (g m^{-2}) (D) en los clones de álamo "150-82" y "Australiano 129/60", sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) o fósforo (P). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre medias ($p<0,05$), dentro de cada figura cuando la interacción entre factores es significativa.

El leño de las guías del clon "Australiano 129/60" tuvo, en promedio, mayor densidad básica que el del clon "150-82". La fertilización con N redujo la densidad de las guías de ambos clones en comparación con sus respectivos controles, mientras que la aplicación de P no modificó esta variable (Figura 4).

DISCUSIÓN

La aplicación de N, en forma de urea, generó modificaciones tempranas en las hojas, con similar tendencia en los dos clones de álamo utilizados. Sin embargo, existen diferencias entre los genotipos en términos de respuesta a la fertilización, especialmente en relación a la acumulación de N y el rendimiento frente a la aplicación de este nutriente. La fertilización con P modificó variables foliares, pero no tuvo incidencia en el rendimiento.

Diferencia clonal en la respuesta a la fertilización

En ensayos anteriores de mejoramiento genético, el clon "150-82" ha tenido mayor crecimiento en diámetro y altura que el clon "Australiano 129/60" (Cortizo et al., 2009). Sin embargo en el presente estudio, el rendimiento de ambos genotipos fue inverso en las parcelas sin fertilización (Figura 3). Este comportamiento diferencial de los clones cuando se comparan ambos ensayos, denota que los requerimientos para el crecimiento de ambos clones son diferentes o que poseen distinta estabilidad frente a cambios en la disponibilidad de recursos. La variación en la respuesta a la fertilización puede tener su origen en la cantidad de nutrientes demandados, su tasa de absorción y la eficiencia en el uso de esos nutrientes por cada genotipo (Fisher y Binkley, 2000). En este trabajo, la diferencia clonal que encontramos en respuesta a la fertilización, se relaciona con la

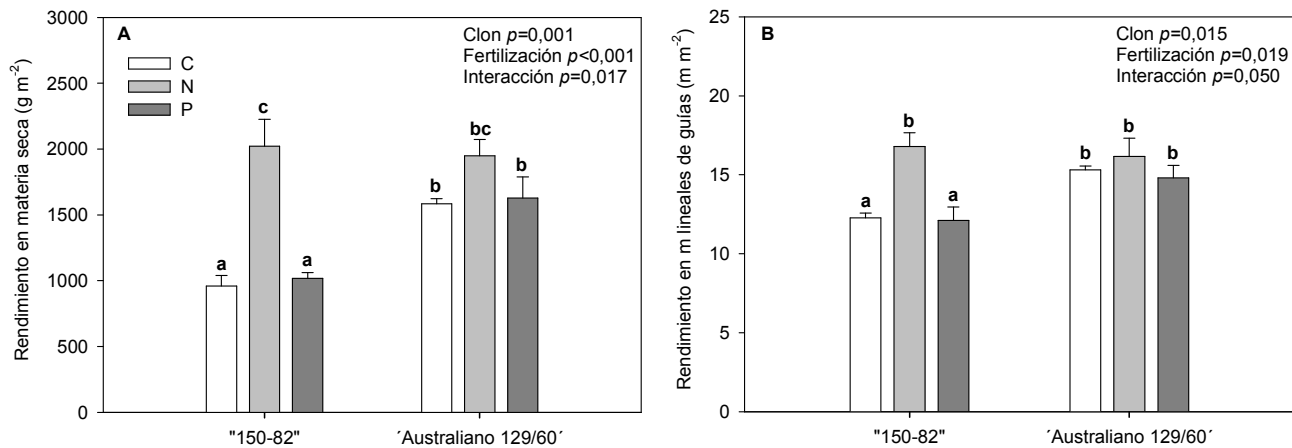


Figura 3. Rendimiento de los estaqueros, expresado en g de materia seca por m^2 (A), y expresado m lineales de guía por m^2 (B), para los clones de álamo "150-82" y "Australiano 129/60", sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre medias ($p<0,05$), dentro de cada figura.

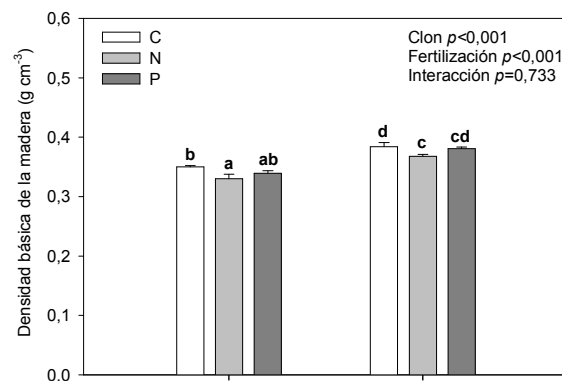


Figura 4. Densidad básica de la madera para los clones de álamo "150-82" y "Australiano 129/60", sin fertilizar (C) y fertilizados con nitrógeno (N) y fósforo (P). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre medias ($p<0,05$).

capacidad de estos dos genotipos de mantener la productividad bajo diferentes condiciones de fertilidad. La fertilización con N aumentó el crecimiento de las guías del clon "150-82" durante el periodo de crecimiento (Tabla 3), lo que se reflejó en un aumento en el rendimiento (i.e. producción de metros lineales de guías en invierno) (Figura 3). Esta respuesta en el crecimiento se relacionó positivamente con el aumento en la [N] foliar (Tabla 2), aunque la eficiencia en el uso de N (estimada como el cociente entre la materia seca y el contenido de N en dicha materia seca) se redujo con respecto a las plantas no fertilizadas (Tabla 3). Sin embargo, en este clon la eficiencia en el uso de P aumentó en las plantas fertilizadas con N, indicando el posible consumo de lujo de P en las plantas del clon "150-82" fertilizadas con P y las no fertilizadas. Nuestros resultados indican que el clon "150-82" es más susceptible a la reducción en la disponibilidad de N

del suelo como consecuencia de ciclos sucesivos de cosecha en los estaqueros porque la materia seca producida por el clon "150-82" fertilizado con N se equiparó a la producida por las parcelas control del clon "Australiano 129/60" (Figura 3). Asimismo, el clon "150-82" requiere más N, ya que la [N] foliar en las plantas fertilizadas con N de este clon fue mayor que en las plantas no fertilizadas y fertilizadas con P del mismo clon y que todos los tratamientos del clon "Australiano 129/60" (Tabla 2). Sin embargo, la dosis de N aplicada superó los requerimientos, ya que si bien el crecimiento aumentó significativamente, disminuyó la eficiencia en el uso de N. Esto se debió posiblemente a que el P se tornó limitante para estas plantas, efecto reflejado en el aumento en la eficiencia en el uso de P (Tabla 3) y en el aumento del cociente N:P foliar (Tabla 2). Dado que en nuestro ensayo no se observó respuesta a la fertilización en el rendimiento del clon "Australiano

129/60', puede asumirse que este genotipo mantiene su productividad en un rango de disponibilidad de N y P más amplio que el clon "150-82". Esto indica una respuesta más plástica de este clon ante cambios de fertilidad del suelo y una menor susceptibilidad a la disminución de la disponibilidad de N y P. El aumento de la eficiencia en el uso de N en las plantas de este clon fertilizadas con P (Tabla 3), indicaría que las plantas control o fertilizadas con N acumulan más N en hojas y tallos que el necesario para mantener el crecimiento. La concentración de P en los tejidos (Tablas 2 y 4), el crecimiento y la eficiencia en el uso de P de este clon (Tabla 3), es similar en plantas fertilizadas o no fertilizadas. Esto sugiere que en el sitio de plantación de este ensayo la disponibilidad de N y P no es el factor más limitante para el crecimiento del clon 'Australiano 129/60' y que el material encuentra otros factores limitantes con más influencia que la disponibilidad de dichos nutrientes.

Dinámica de nutrientes y modificaciones en los tejidos en respuesta a la fertilización

La fertilización aplicada en este ensayo fue suficiente para cubrir los requerimientos de los genotipos explorados y para solventar la exportación de N y P realizada con la cosecha. En las parcelas fertilizadas con urea la extracción de N realizada por unidad de superficie corresponde al 11,5% de los 57,5 g de N aportados con la fertilización. La extracción de P en las parcelas fertilizadas con SFT, corresponde al 1,7% de los 50 g de P aportados con la fertilización. Por lo tanto si la intención es mantener la dotación de N y P en el suelo mediante una fertilización de reposición, las dosis ensayadas podrían reducirse, para minimizar la lixiviación y la pérdida de nutrientes del sistema.

En el clon "150-82", la [N] foliar se incrementó significativamente en respuesta a la fertilización con urea (Tabla 2), y esto estuvo acompañado por un aumento en la concentración de clorofila total de las hojas (Figura 1A) y el AFE (Figura 1B). Estos cambios se tradujeron finalmente en un mayor peso de guías y hojas durante el verano (Tabla 3), y un mayor rendimiento en materia seca y metros lineales de guías del estaquero (Figura 3). No obstante, este aumento en la [N] foliar no fue acompañado por una diferencia en la [N] en las guías de verano o invierno en relación a las parcelas control (Tabla 4). Este resultado indica que la fertilización con N no modifica la proporción de reservas nitrogenadas retranslocadas a la guía. Por lo tanto, la mayor extracción de N en las parcelas fertilizadas con urea de este clon, se explica exclusivamente por el aumento en la cantidad de materia seca producida (Figura 3B). El mayor crecimiento, sin embargo, no se vio reflejado en una extracción significativamente mayor de P (Figura 2).

En el clon 'Australiano 129/60', la fertilización nitrogenada no modificó la [N] foliar (Tabla 2), ni afectó el rendimiento (Figura 3) o la extracción de P o N (Figura 2). No obstante, puede observarse una tendencia al aumento de estas variables, indicando que hubo respuestas a la urea. Esto puede confirmarse por las variaciones significativas a nivel de hojas y leño, como el aumento de la concentración de clorofila y el AFE, y la disminución de la densidad básica de la madera (Figuras 1 y 4). Estos resultados indican una

respuesta fisiológica al N que no es canalizada en un mayor rendimiento en guías.

La fertilización con P no modificó el rendimiento, la [P] foliar, el contenido en los compartimentos aéreos ni la extracción de N o P en ninguno de los clones, a pesar de que los niveles de P encontrados en el suelo fueron muy inferiores a los que se encuentran normalmente en rodales de álamo de la zona (Ceballos 2011; Ceballos et al. 2006). Sin embargo, este tratamiento aumentó la concentración de clorofila en ambos clones (Figura 1B) y el AFE en el clon 'Australiano 129/60' (Figura 1A), indicando que hubo respuestas de las cepas a la aplicación de este nutriente.

La fertilización con N aumentó la relación N:P de las hojas en ambos clones, más marcadamente en el clon "150-82" (Tabla 2). Si bien las concentraciones foliares de N y P dependen de la especie y el genotipo, la relación entre estos dos nutrientes es bastante conservada y se utiliza en múltiples casos como indicador de limitantes nutricionales para la producción (Koerselman & Meuleman, 1996). Se asume que una relación por debajo de 14 indica que el N es limitante, mientras que por encima de 16, el P es el posible limitante del crecimiento (Güsewell et al., 2003; Koerselman & Meuleman, 1996). Según este criterio, las parcelas control del clon "150-82" están más limitadas por N que las del clon 'Australiano 129/60' (Tabla 2), confirmando el mayor requerimiento de N de este genotipo. Por otro lado, la fertilización con N torna al P limitante para los dos clones. Esta es la razón por la cual la fertilización con N disminuyó la [P] de las guías de invierno (Tabla 4), en las que se observa un efecto de dilución del P producto de la mayor acumulación de materia seca en este tratamiento. Este comportamiento se manifiesta aún en el caso del clon 'Australiano 129/60', para el cual el efecto del N en el crecimiento no fue significativo. Dado que la limitación por P aparece al incrementarse la disponibilidad de N en los dos clones (Tabla 2), seguramente la aplicación combinada de N y P permitiría aumentar el rendimiento ya que esto aliviaría la limitación de P que sufren las cepas fertilizadas sólo con N. Es importante destacar que en las parcelas fertilizadas con P, la extracción de este nutriente no aumenta en relación al control, indicando que no hay un consumo de P adicional en ninguno de los clones (Tabla 4, Figura 2D), i.e. consumen la misma cantidad de P que las plantas no fertilizadas.

En los dos clones se encontró un aumento significativo en la [N] y [P] en las guías de invierno en relación al verano. Según otros estudios realizados en álamos y otras especies caducas, esa diferencia es producto de la acumulación de proteínas de reserva en la corteza de los tallos (Coleman et al., 1993; Marmann et al., 1997; Millard & Grelet 2010; Thitithanukul et al., 2012). Si bien la fertilización no afectó el porcentaje de N y P extraído en la cosecha en relación al contenido en los compartimentos aéreos durante el verano, se observaron diferencias entre los clones en estos porcentajes. Estas diferencias pueden ser importantes para la dinámica nutricional del sitio y la brotación en la temporada de crecimiento siguiente. Con la cosecha en invierno de guías del clon 'Australiano 129/60' se extrae el 41,2% del N y todo el P alojado en los compartimentos aéreos durante el verano. Con la

cosecha de este clon se extrae en promedio, mayor cantidad neta de estos nutrientes del sitio (Figuras 2B y 2D), y mayor proporción de lo absorbido por la planta durante la estación de crecimiento (medido en compartimentos aéreos), que durante el invierno. En el caso del clon "150-82", con la cosecha de guías en invierno se extrae el 27,3% del N y el 80,4% del P alojado en las guías durante el verano. Las diferencias en los porcentajes con respecto al clon 'Australiano 129/60' indicarían mayor retranslocación de N y P hacia compartimentos no cosechados, o mayor contenido de estos nutrientes en las hojas senescentes. Cualquiera sea el mecanismo utilizado por el clon "150-82", se observa un mayor consumo de N y P durante la estación de crecimiento (mayor retención de nutrientes en hojas y guías), pero estos nutrientes permanecerán en el sitio cuando se realiza la cosecha de guías. Estos nutrientes remanentes podrían tener influencia en la brotación de la temporada siguiente si quedan acumulados en cepas y raíces, o aumentar el retorno de nutrientes al suelo, si es que los nutrientes caen junto con las hojas. Dado que estas dos alternativas podrían influir en el manejo de un estaquero, merecen un análisis más detallado. Por ejemplo, si los nutrientes quedan retenidos en las cepas, es esperable que el efecto positivo de la fertilización se incremente a medida que pasen las temporadas de crecimiento, porque la mayor disponibilidad de N en el suelo se combinaría con mayor reserva en los tejidos, que son indispensables para mantener la brotación inicial en primavera. Si los nutrientes caen con las hojas, debería trabajarse en la forma de permitir que dichos nutrientes puedan ser incorporados nuevamente en el suelo. En este caso, el habitual uso de polietileno para cubrir el suelo de los estaqueros implicaría una barrera para permitir los procesos de mineralización de la hojarasca. La fertilización, y la consecuente variación en la extracción de nutrientes con la cosecha, debería ser considerada si se pensara en cosechar guías con hojas, como se realiza por ejemplo en plantaciones de alta densidad con fines bioenergéticos (Kauter et al., 2003). La cosecha de guías verdes con hojas del clon "150-82" implicaría una extracción de N mayor a 20 g m⁻² si el estaquero es fertilizado con N, mientras que la extracción sería menor a 10 g m⁻² si no se fertiliza o se fertiliza con P. En el caso del clon 'Australiano 129/60', la extracción de N estaría entre 10-15 g m⁻², en parcelas fertilizadas o no. Por el contrario, si la cosecha de guías se produce en invierno, la extracción sería de menos de 10 g m⁻² en ambos clones, fertilizados o no. En el caso del P, en ambos clones, en invierno o verano, la extracción rondaría alrededor de 1 g m⁻², en parcelas fertilizadas o no. La diferencia de extracción de N entre verano e invierno resalta la necesidad de evaluar seriamente los efectos que puede tener la cosecha de material con hojas destinado a bioenergía sobre la fertilidad de los suelos.

La densidad básica de la madera fue significativamente mayor en el clon 'Australiano 129/60', cualquiera sea el tratamiento. En ambos clones hubo una disminución de la densidad básica de la madera en las plantas fertilizadas con N en relación al tratamiento control (Figura 4). Se ha reportado que la fertilización nitrogenada disminuye la densidad de la madera en híbridos de álamo (Hacke et al., 2010) y en otras

especies latifoliadas (Bucci et al., 2006; Villagra et al., 2013). En todos estos casos, el cambio en la densidad se relacionó con modificaciones hidráulicas de los tejidos xilemáticos. La reducción en la densidad básica de la madera podría estar reflejando la formación de lúmenes celulares más grandes o más frecuentes, que pueden estar relacionados con la capacidad de conducir agua en los tallos (Zanne et al., 2010). Sin embargo, los cambios en la anatomía de la madera también pueden estar reflejando cambios en la tasa de crecimiento, ya que mayores velocidades de crecimiento se asocian con maderas menos densas, con vasos de mayor diámetro. La demanda de calidad de la materia prima por parte de las industrias de la región del Delta del Paraná, impulsa la introducción de criterios de selección para calidad tecnológica de madera en los planes de mejoramiento de álamo (Cortizo et al., 2004). Entre los criterios de selección, la densidad básica es la más utilizada (Pryor & Willing, 1982), ya que se relaciona con las propiedades químicas y mecánicas de la madera (Saranpää, 2003). Es por ello que la disminución en la densidad debe tenerse en cuenta ya que podría reducir la calidad tecnológica de la madera para alguno de los usos específicos. Sin embargo, para que este cambio en densidad de madera tenga implicancias tecnológicas, debería corroborarse si una vez que las estacas son llevadas a plantación, la densidad de la madera mantiene el mismo patrón de respuesta, o se iguala entre tratamientos cuando se llega a la edad de corte.

CONCLUSIONES

Los genotipos utilizados en este trabajo difirieron en términos de requerimientos nutricionales, uso del N y del P, y en la respuesta a la fertilización nitrogenada.

El clon 'Australiano 129/60' no respondió a la fertilización en rendimiento en materia seca producida, ni en metros lineales de guías por m² de estaquero. Sin embargo, la aplicación de urea y SFT produjeron diferencias en la concentración de clorofila de las hojas, indicando que existieron respuestas a nivel fisiológico. El AFE aumentó y la densidad básica de la madera disminuyó con la aplicación de N.

La fertilización con urea aumentó el rendimiento de los estaqueros del clon "150-82", que resultó más susceptible a la disminución de la fertilidad química del sitio. La respuesta a la fertilización en las variables foliares y la densidad básica del leño fue similar a la observada en el otro clon. Sin embargo, la fertilización con N tornó limitante al P, por lo que sería interesante probar la aplicación combinada de ambos nutrientes.

De acuerdo a los resultados obtenidos, concluimos que en suelos como los evaluados en este trabajo no es necesaria la fertilización en los estaqueros del clon 'Australiano 129/60'. Por otro lado la respuesta en rendimiento observada en el clon "150-82" hace factible su evaluación en el marco de un análisis de beneficio-costeo que, junto con otros elementos, permitiría tomar decisiones respecto de su adopción como práctica de manejo en un estaquero comercial.

Finalmente, es necesario analizar si existen posibles efectos de la fertilización realizada en las cepas sobre la brotación y el crecimiento del año siguiente, así como

las implicancias en la calidad de la madera de las nuevas plantas.

Agradecimientos

Este trabajo se financió con fondos del proyecto PIA 12028 de la UCAR, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación de la Nación. L.I.F. y G.N.D. son becarios del CONICET. M.E.R. es contratada por el PIA 12028. J.A.A. y S.C. son investigadores del INTA EEA Delta del Paraná. C.G. es Investigadora del CONICET y docente de la FCAYF, UNLP.

Queremos agradecer a Silvio Lovera, Fermín Gortari, Mariana Antonietta, Mariela Bayardo, Ana Paula Moretti y Cristian Segovia por su colaboración en las mediciones a campo. A la Asociación Cooperadora de la EEA Delta del Paraná por brindarnos el espacio para la instalación del ensayo.

BIBLIOGRAFÍA

- Achinelli, F., E. Baridón, M. Coleman, M. Francisco, A. Aparicio, & R. Marlats.** 2003a. Estado nutricional y respuesta a la fertilización localizada en *Populus*. En: XII Congreso Forestal Mundial. FAO (ed.), Quebec, Canada. pp. 386-384.
- Achinelli, F., E. Baridón, E. Prada, M. Francisco, A. Aparicio, & R. Marlats.** 2003b. Fertilización de arranque en plantaciones de álamos (*Populus* spp.) de la pampa húmeda argentina. *Informaciones Agronómicas del Cono Sur* 20:1-10.
- Achinelli, F., M. Francisco, A. Aparicio, A. Gennari, E. Prada, J. Giunchi, & R. Marlats.** 2003c. Análisis comparado de las respuestas de clones de álamo al control de malezas químico-mecánico, químico total y a la fertilización de arranque con urea en plantaciones de la Provincia de Buenos Aires. En: XVIII Jornadas Forestales de Entre Ríos. Concordia, Entre Ríos. 8 pp.
- Allen, H.L.** 1987. Forest fertilizers: Nutrient amendments, stand productivity, and environmental impact. *Journal of Forestry* 85(2):37-46.
- Bonetto, A. & S. Hurtado.** 1998. Región 1. Cuenca del Plata. En: Los humedales de la Argentina: clasificación, situación actual, conservación y legislación. Canevari, P., D. Blanco, E. Bucher, G. Castro, y I. Davidson (eds.). Wetland International Publication, Buenos Aires, Argentina. pp 31-72.
- Borodowski, E.** 2009. La actividad forestal y el desarrollo sustentable en la región del Delta del Paraná (Argentina). En: XIII Congreso Forestal Mundial. Buenos Aires, Argentina. 8 pp.
- Borodowski, E.D., A. Signorelli, & A. Battistella.** 2014. Salicáceas en el Delta del Paraná: situación actual y perspectivas En: Jornadas de Salicáceas 2014 y IV Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina. La Plata, Argentina. 8 pp.
- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco, P.I. Campanello, R. Villalobos-Vega, M. Bustamante & F. Miralles-Wilhelm.** 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell & Environment* 29(12):2153-2167.
- Ceballos, D.S.** 2011. El reemplazo de pastizales anegadizos por plantaciones de álamos con suelos drenados en el Bajo Delta del Río Paraná: cambios físicos y biogeoquímicos en el suelo y en el ecosistema. Maestría, UBA, Buenos Aires. 62 pp.
- Ceballos, D.S., E. Fernandez Tschider, J.A. Alvarez, N.A. Del Tufo, C.A. Perez, & J.F. Goya.** 2006. Biomasa aérea de árboles de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' en sistemas endicados del Bajo Delta del Río Paraná. En: Jornadas de Salicáceas 2006. Comisión Nacional del Álamo (ed.), Buenos Aires. pp. 250-256.
- Coleman, G.D., J.M. Englert, T.H.H. Chen, & L.H. Fuchigami.** 1993. Physiological and environmental requirements for poplar (*Populus deltoides*) bark storage protein degradation. *Plant Physiology* 102(1):53-59.
- Cooke, J.E.K., T.A. Martin, & J.M. Davis.** 2005. Short-term physiological and developmental responses to nitrogen availability in hybrid poplar. *New Phytologist* 167(1):41-52.
- Cortizo, S.** 2005. Subprograma Álamos en el Delta del Paraná. En: Mejores árboles para más forestadores: el programa de producción de material de propagación mejorado y el mejoramiento genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo, Norberto, C.A. (ed.). Secretaría Agricultura, Ganadería Pesca y Alimentos, Buenos Aires. pp 137-160
- Cortizo, S., N. Abbiati, & V. Mema.** 2009. Nuevas posibilidades para ampliar la diversidad clonal de las plantaciones de álamo del Delta del Paraná. En: Jornadas de Salicáceas 2009. Mendoza, Argentina. 8 pp.
- Cortizo, S., V. Mema, & P. Pathauer.** 2004. Evaluación de clones de álamo en el Delta del Paraná. En: 11as Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. Facultad de Ciencias Forestales, U.N.A.M., y I.N.T.A. E.E.A. Montecarlo (eds.), Eldorado, Misiones. 5 pp.
- Depetris, P.J. & A.I. Pasquini.** 2007. The geochemistry of the Parana River: an overview. En: The Middle Parana River, Iriondo, M.H., J.C. Paggi, y M.J. Parma (eds.). Springer, Berlin. pp 143-174.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, & C.W. Robledo.** 2015. InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dove, S.B.** 2002. UTHSCSA - Image Tool. Disponible en: compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html. Último acceso junio 2016.
- Fisher, R. & D. Binkley.** 2000. Ecology and Management of forest soils. John Wiley and Sons Inc. 489 p.
- Güsewell, S., W. Koerselman & J.T.A. Verhoeven.** 2003. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological Applications* 13(2):372-384.
- Hacke, U.G., L. Plavcová, A. Almeida-Rodriguez, S. King-Jones, W. Zhou & J.E.K. Cooke.** 2010. Influence of nitrogen fertilization on xylem traits and aquaporin expression in stems of hybrid poplar. *Tree Physiology* 30(8):1016-1025.
- Inskeep, W.P. & P.R. Bloom.** 1985. Extinction Coefficients of Chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% Acetone. *Plant Physiology* 77(2):483-485.
- Kauter D., I. Lewandowski & W. Claupein.** 2003. Quantity and quality of harvestable biomass from

Populus short rotation coppice for solid fuel use - A review of the physiological basis and management influences. *Biomass and Bioenergy* 24:411–427.

Koerselman, W. & A.F.M. Meuleman. 1996. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6):1441-1450.

Liu, Z. & D.I. Dickmann. 1996. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiologia Plantarum* 97(3):507-512.

Marmann, P., R. Wendler, P. Millard & H. Heilmeyer. 1997. Nitrogen storage and remobilization in ash (*Fraxinus excelsior*) under field and laboratory conditions. *Trees* 11(5):298-305.

McConnaughay, K.D.M. & J.S. Coleman. 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80(8):2581-2593.

Millard, P. & G.A. Grelet. 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30(9):1083-1095.

Pitre F., J. Cooke & J. Mackay. 2007. Short-term effects of nitrogen availability on wood formation and fibre properties in hybrid poplar. *Trees - Struct Funct* 21:249–259. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-007-0123-5>

Poorter, H. & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* 27(12):1191-1191.

Pryor, L.D. & R.R. Willing. 1982. Growing & breeding poplar in Australia. L.D. Pryor and R.R. Willing, Canberra. 56 pp.

Rennenberg, H., H. Wildhagen & B. Ehling. 2010. Nitrogen nutrition of poplar trees. *Plant Biology* 12:275-291.

Rytter, L. 2002. Nutrient content in stems of hybrid aspen as affected by tree age and tree size, and nutrient removal with harvest. *Biomass and Bioenergy* 23:13–25.

Sands, R. & D.R. Mulligan. 1990. Water and nutrient dynamics and tree growth. *Forest Ecology and Management* 30:91-111.

Saranpää, P. 2003. Wood density and growth. En: Wood quality and its biological basis, Barnett, J., y G. Jeronimidis (eds.). Blackwell Publishing, Oxford. pp 87-117

Stanturf, J.A., C. Van Oosten, D.A. Netzer, M.D. Coleman & C.J. Portwood. 2001. Ecology and silviculture of poplar plantations. En: Poplar Culture in North America, Dickmann, D.I., J.G. Isebrands, J.E. Eckenwalder, y J. Richardson (eds.). NRC Research Press, Ottawa. pp 153-206.

Thitithanakul, S., G. Pétel, M. Chalot & F. Beaujard. 2012. Supplying nitrate before bud break induces pronounced changes in nitrogen nutrition and growth of young poplars. *Functional Plant Biology* 39(9):795-803.

Villagra, M., P.I. Campanello, L. Montti & G. Goldstein. 2013. Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 33(3):285-296.

Zanne, A.E., M. Westoby, D.S. Falster, D.D. Ackerly, S.R. Loarie, S.E.J. Arnold & D.A. Coomes. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97:207–15.